Vestnik zoologii, **33**(4–5): 61–68, 1999

УДК 595.798:577.49

СОЦИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ПЛЕОМЕТРОТИЧНЫХ СЕМЕЙ ОС-ПОЛИСТОВ (HYMENOPTERA, VESPIDAE) НА ЮГЕ УКРАИНЫ

Л. Ю. Русина

Херсонский педагогический университет, ул. 40 лет Октября, 27, Херсон, 325000 Украина

Получено 25 мая 1999

Социальная структура плеометротичных семей ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) на юге Украины. Русина Л. Ю. — Изучены типы контактов, доминантная иерархия и динамика агрессивных отношений в плеометротичных семьях 2 видов эусоциальных ос *Polistes dominulus* Christ и *P. nimpha* Christ. Показано существование репродуктивного разделения труда в период стабильных отношений и появление жестких форм агрессии при возобновлении яйцекладки у подчиненных самок. Проанализировано появление поведения изгнания сооснователъниц из состава семьи доминантной самкой. Полученные результаты рассматриваются в связи с различиями в чувствительности и устойчивости к социальной стимуляции у 2 видов полистов.

Ключевые слова: эусоциальность, *Polistes*, репродуктивное разделение труда, доминантная иерархия, социальная стимуляция.

Social Structure of the Pleometrotic *Polistes* Colonies (Hymenoptera, Vespidae) in the South of Ukraine. Russina L. Yu. — The types of contacts, dominance hierarchy and dynamics of aggressive interactions in pleometrotic colonies have been studied in eusocial wasps *Polistes dominulus* Christ and *P. nimpha* Christ. The existence of reproductive division of labour in a stable contact period and appearance of rude aggressive forms when submissive cofounderesses renew their oviposition were shown. The appearance of pursuing behaviour in a queen towards subordinates in the colony was analysed. The data received are regarded in connection with the differences in sensitivity and stability to the social stimulation in two *Polistes* species.

Key words: eusociality, *Polistes*, dominance hierarchy, reproductive division of labour, social stimulation.

Введение

Для понимания механизмов функционирования социальной структуры животных большое значение имеет изучение специфики взаимосвязей между особями и ее динамики.

Социальную структуру семьи ос-полистов, состоящую весной из нескольких самок-основательниц (плеометроз), исследователи описывают с помощью понятия "доминирование", под которым чаще всего понимают стабильную асимметрию в агонистических контактах (Дьюсбери, 1981). Контакты доминирования-подчинения упорядочены в плеометротичной семье таким образом, что каждая самка имеет некий фиксированный ранг, а вся группа построена по принципу линейной иерархии (Pardi, 1948). На вершине иерархической системы находится альфа-особь, которая доминирует над всеми остальными соподчиненными друг другу членами семьи. Агонистическое поведение при этом рассматривают как универсальное средство для подавления любой другой формы активности, а само доминирование как средство распределения прав на ресурсы. Поведение самок-сооснователъниц в семье различно, и между ними наблюдается разделение функций. Доминантная самка большую часть времени проводит на гнезде, откладывает яйца, при фуражировке доставляет только строительный материал и строит основания ячей. Подчиненные особи выкармливают ее потомство и строят гнездо, принося белковый корм (кашицу из свежеубитых насекомых), нектар, падь, древесную пульпу. Процесс установления такой специализации сложный и осуществляется через различные формы социальных взаимодействий разной степени агрессивности (Röseler, 1991). Позже агрессивные контакты уступают место изредка повторяющимся ритуализированным контактам, во время которых одна из особей демонстрирует доминирование над другой,

принимающей подчиненную позу. Доминантная самка осуществляет контроль над репродуктивной функцией подчиненных основательниц: на стадии оогенеза — путем доминантного поведения (Pardi, 1948); на стадии яйцекладки — благодаря отсутствию на соте незанятых яйцами ячей (Deleurance, 1955); на стадии эмбриогенеза — благодаря дифференциальной оофагии (Gervet, 1964). Формы и степень доминантного контроля различаются у полистов (West-Eberhard, 1986). У одних видов полистов плеометротичные семьи моногинны, для ряда видов показано участие соосновательниц в производстве дочернего поколения (Reeve, 1991). Для целого ряда видов были описаны жесткие формы взаимоотношений, при которых наблюдается процесс изгнания самок-соосновательниц из состава семьи перед или вскоре после выхода рабочих (Hughes, Strassmann, 1988, Röseler, 1991, Russina et al., 1993). В полистологии анализ механизмов доминирования проводят в области изучения факторов, определяющих успех особи в агрессивных контактах и в занятии доминантной позиции. Формирование доминантной иерархии объясняют различиями в относительных размерах особей, степени развития половой системы и функционирования эндокринных желез (Röseler, 1985, Röseler et al, 1980, 1985, 1986, Turillazzi, Pardi, 1977).

В последнее время, между тем, при накоплении фактов по поведению других групп животных была предложена модель, по которой доминирование представляет собой результат защиты от социальной стимуляции, "формирование из взаимного социального возбуждения устойчивой и жизнеспособной поведенческой формы" (Гольцман, 1983 а, б). Согласно данной модели в ходе любого парного взаимодействия особей осуществляется процесс взаимной стимуляции и торможения одноименных типов активности, ведущий к появлению асимметрии в их отношении и блокирующий проявление некоторых форм активностей. Агонистические контакты могут приводить к распределению социальных ролей (Гольцман, 1983 б, Попов, 1986). При этом, чем сильнее и чем устойчивее оказывается сложившаяся асимметрия, тем более прочна связь. Устойчивость таких связей может существенно различаться у близкородственных видов, что позволяет определить видовые параметры и степень лабильности социальной организации вида (Панов, 1983). Анализ функций доминирования производят через эффект отрицательной связи.

При сравнительном изучении агрессивного поведения 2 плеометротичных видов полистов, населяющих Херсонскую обл., показано сходство форм доминантно-субординатного поведения, репродуктивного контроля, а также зарегистрирована откладка яиц соосновательницами в присутствии альфа-особи (Russina et al., 1993). Различия касаются степени агрессивности отношений в семье. Однако изучение социальной структуры и динамики агонистических взаимоотношений в семьях 2 видов проведено недостаточно и требует дальнейшего исследования.

Материалы и методы

На юге Украины *Polistes dominulus* Christ гнездится в разнообразных укрытиях и на растениях (Russina, Nitochko, 1997). *P. nimpha* Christ заселяет укрытия — преимущественно чердаки (Гречка, Русина, 1990).

Изучение взаимоотношений самок в плеометротичных семьях 2 видов было проведено в мае-июне 1992–1993 гг. Найденные в естественных местах обитания — на чердаках, под шифером, в металлических трубах 12 гнезд *P. nimpha* и 14 гнезд *P. dominulus* вместе с самками-основательницами были перенесены в лабораторию, где каждую семью с осами содержали в трехлитровых банках. Сот был приклеен к деревянной пластинке, которую прикрепили к крышке сосуда. Для стимуляции строительной активности на внутреннюю стенку сосуда наклеили полоски картона, который осы использовали как строительный материал. Пища включала 5%-ный раствор меда, живых гусениц листоверток и личинок прямокрылых. Ставили также сосуды с водой. При наблюдениях учитывали состояние расплода. (Следует отметить, что при лабораторном содержании, практически до выхода дочернего поколения, состав семьи оставался неизменным, так как отсутствовала обычная в природных условиях гибель самок во время фуражировки, не могло быть и изменения состава из-за присоединения новых самок.)

Принесенные в лабораторию гнезда имели типичное, без аномалий для этого периода, состояние расплода и находились на стадии "личинки " младшего и старшего возрастов.

Регистрацию единиц поведения II и III уровня при встрече особей друг с другом проводили методом протоколирования с помощью условных значков (Панов, 1978). Формы контактов между самками были разделены на следующие:

1. Слабое взаимодействие: а) приближение одной самки к другой; б) броски, касания. 2. Типичное доминирование — агрессивное взаимодействие средней силы: а) доминирование над головой (наблюдается как правило поза, при которой контактирующие особи располагаются напротив друг друга, доминантная особь ударяет усиками, покусывает мандибулами голову субординаты); б) доминирование над грудью (доминирующая оса приближается сбоку или сзади и наносит удары усиками в грудь, основания крыльев подчиненной самки). 3. Сильные взаимодействия: а) преследования и захват мандибулами конца брюшка; интенсивные удары усиками по брюшку; б) захват мандибулами крыльев; в) нападение с использованием жала. 4. Субординатное поведение — подчиненная самка опускает усики, прижимает тело к субстрату. 5. Уход от контакта — отодвигание или резкое отскакивание от приближающегося партнера во избежание прямого взаимодействия. Наблюдается чаще всего в поведении подчиненных самок или в поведении двух самок с еще неустоявшимися между ними доминантными отношениями. 6. Предложение капельки содержимого зобика — наблюдается как в поведении подчиненных, так и доминантных особей. Капля жидкости отчетливо видна. 7. Передача корма от одной самки другой происходит после фуражировки и доставки на гнездо животного корма, жидкой пищи. Обмены жидкой пищей между самками — трофаллаксис — наблюдаются в период внутригнездовой активности и при агрессивных контактах.

Выявление структуры контактов на стадии «личинки» (в расплоде присутствуют яйца, личинки младших и старших возрастов) произведено на основе анализа 211 парных взаимодействий у *P. dominulus* и 350 у *P. nimpha*. Динамика взаимоотношений рассмотрена по 5 семьям каждого вида.

Каждую семью старались наблюдать в течении 30 мин — 1 ч ежедневно или через день с 10 до 16 часов. На переднеспинку каждой самки наносили метку масляной краской определенного цвета. Одновременно наблюдали за всеми самками в семье, состоящей из 3–5 самок. Если же семья состояла из 2 основательниц, то наблюдали одновременно за 2 гнездами. Общее количество часов наблюдений составило 92 ч.

В 1993–1994 гг. провели изучение социальной организации 41 плеометротичной семьи *P. dominulus* и 14 семей *P. nimpha* в естественных местах поселений ос: на чердаках, в ящиках, хозяйственных постройках хут. Виноградное и Рыбальчанского участка Черноморского заповедника, а также на растениях заповедника. Ранней весной и до выхода рабочих было окольцовано индивидуальными метками 72 самки *P. dominulus* в укрытиях и 23 на растениях; 47 самок *P. nimpha*. Общее количество часов наблюдений — 112.

Результаты

Наблюдения в первые 5 дней после переноса семей в лабораторию показали, что репертуар элементов поведения в парных взаимодействиях в семьях 2 видов сходен. Вместе с тем, частота агрессивных контактов между самками была выше у *P. nimpha*. У этого вида в большей степени, чем у *P. dominulus*, выражены формы прямой агрессии — прижимание более низких по рангу самок к субстрату, преследование (49,5 на 100 контактов у первого вида и 22,9 на 100 контактов у второго). Уход от контактов, отклонение от бросков, а также сами броски чаще встречаются у *P. dominulus* (14,8 и 31,2 на 100 контактов), чем у *P. nimpha* (4,4 и 20 на 100 контактов). Принятие позы подчинения отмечается в равной степени (1,6 на 100 контактов у *P. dominulus*; 1,7 у *P. nimpha*), но самки *P. nimpha* чаще предлагают более высокой по рангу самке капельку содержимого зобика (5,2 и 1,6 соответственно на 100 контактов). Доля передачи фуражировочного груза и трофаллаксис составили 27,9 у *P. dominulus* и 19,2 у *P. nimpha*.

В каждой семье при контактах самок между собой наблюдались разнообразные формы агонистических и лояльных взаимоотношений. Система ранжирования в ряде семей, состоящих из 2, 3, 4 или 5 самок была линейной, однако, не во всех групповых объединениях явно определялась. В 6 семьях *P. dominulus*, состоящих из 3—5 основательниц, не наблюдали типичных поз доминирования-подчинения, а были зафиксированы только приближения, броски одной самки в сторону другой, по которым (из-за отсутствия выраженной асимметрии, особенно среди особей низких рангов) трудно было заключить о характере ранжирования.

В целом, при лабораторном содержании до выхода рабочих семей 2 видов изменений социальных рангов особей не наблюдали. Однако, отношения доминирования-подчинения варьировали по степени выраженности в разных семьях одного вида, не оставались они постоянными и во времени по мере развития расплода. Выявлены следующие общие закономерности. Характер агрессивных взаимоотношений α-самки и сооснователъниц различался качественным образом; период слабых доминантных отношений (стадия "личинки младшего возраста") сменялся резким повышением агрессивности доминантной самки (стадия "куколки", выход рабочих). В первом периоде, названом нами периодом стабилизации отношений, иерархия в семье была уже сформирована предыдущими контактами самок. Отношения в семье поддерживались незначительным числом типичных доминантных контактов. Однако, в семьях *P. nimpha* агонистические контакты (агрессивные и умиротворяющие) наблюдали чаще, в поведении подчиненных особей менее выражено избегание взаимодействия с особью более высокого ранга.

В этом периоде в интактных семьях яйца откладывали только α-самки и, следовательно, существовало репродуктивное разделение труда между сооснователъницами. Зарегистрирована откладка 8 яиц в семьях *P. nimpha* и 11 яиц в семьях *P. dominulus.*

По результатам наблюдений длительность периода стабилизации взаимоотношений у *P. nimpha* была короче, чем у *P. dominulus*. Так, уже при окукливании первых 2—3 личинок в 8 из 12 наблюдаемых семьях *P. nimpha* α-самки стали преследовать некоторых сооснователъниц. Такое поведение у *P. dominulus* было отмечено к выходу рабочих или еще позже. Доминантные особи постоянно хватали конец брюшка подчиненных самок, кусали основания крыльев, залезали сверху и продолжительно били усиками, обнажали жало и пытались вонзить его между склеритами брюшка. Подчиненные особи уходили на тыльную сторону сота. Часто из-за преследований слетали с гнезда. После их возвращения агрессивные взаимодействия с нарастающей интенсивностью вновь возобновлялись.

Во втором периоде, в отличие от первого, в семьях зафиксировали не только попытки отложить яйцо, но и собственно яйцекладку сооснователъниц в присутствии α-самки. Так, 9 из 21 наблюдаемой попыток яйцекладки и 7 из 19 зарегистрированных яйцекладок во втором периоде произвели сооснователъницы *P. nimpha* и 6 из 17 и 7 из 16 у *P. dominulus* соответственно.

Доминантные самки, как показывают наблюдения, способны визуально или по запаху распознавать самок, откладывающих яйца, и именно по отношению к последним проявляется агрессия и наблюдаются погони с постоянным «обнюхиванием» конца брюшка. Специфическое отношение со стороны самки-основательницы к яйцекладущим подчиненным самкам и к самкам, не демонстрирующим яйцекладки, отчетливо прослеживается на следующем примере. Бета-самка *P. dominulus* из семьи № 2 в течение 12 ч отложила одно яйцо и продемонстрировала 3 попытки яйцекладки, в то время как γ-особь такого поведения не проявляла. Доминантная самка агрессивно преследовала их, пыталась согнать с гнезда, и, в конечном итоге, изгнала только β-самку. По-видимому, разная

степень участия подчиненных самок в репродукции семьи обычна у этого вида, т. к. такое же разное отношение α-самки к соосновательницам мы наблюдали еще в 3 семьях *P. dominulus*, состоящих из 3 и более самок-основательниц. Однако в ряде случаев отмечено, что первоначальное преследование одной подчиненной самки перерастает в общее преследование всех соосновательниц. Такой вариант развития отношений обычно наблюдался у *P. nimpha*. В семье № 4 из 4 соосновательниц яйца откладывали все самки.

К моменту выхода рабочих и в первые дни после их появления соосновательницы оказались изгнанными из всех семей у *P. nimpha*. У *P. dominulus* это явление было выражено в меньшей степени — только в 4 из 14 семей. Часть самок были мертвы, причем, иногда у них были повреждены крылья и конечности. В 5 семьях *P. nimpha* и в 2 *P. dominulus* подчиненные самки сидели на дне садка неподвижно. Изредка некоторые из них пробовали вернуться на гнездо, но альфа-самки (а в 2 семьях *P. nimpha* также и рабочие) не пускали их. В дальнейшем эти самки погибли.

Анализ результатов наблюдений за осами в естественных местах поселений в 1993–1994 гг. показал зависимость характера отношений основательниц от способа и сроков объединения их в составе семьи, а так же от длительности их совместного пребывания на гнезде. Различали следующие способы объединения самок: 1) пассивное присоединение и 2) узурпация. При пассивном присоединении новая самка занимала последнюю позицию в иерархии, изменений в состоянии расплода не отмечено. Чаще всего такое присоединение было приурочено к ранним срокам развития семьи и связано с неодновременностью прилета самок к местам гнездования или со слабой привязанностью отдельных самок к собственному гнезду. При втором способе объединения наблюдались жесткие

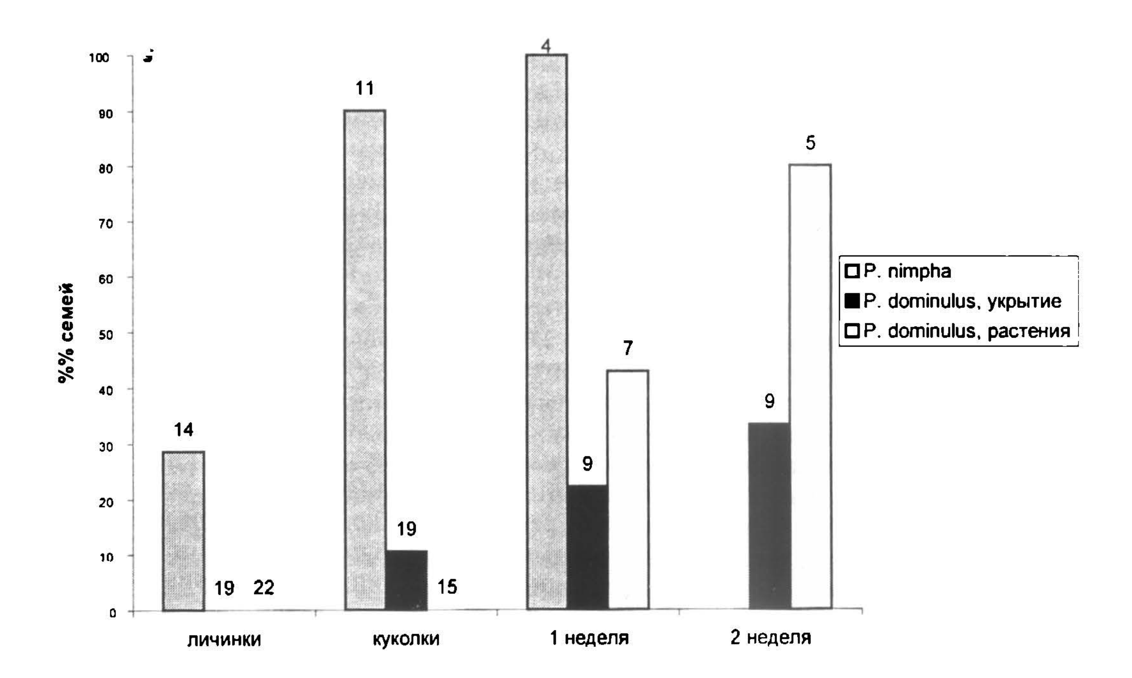


Рис. 1. Встречаемость преследования соосновательниц в семьях полистов на разных стадиях жизненного цикла. *Примечание. Цифры над колонками означают количество плеометротичных семей. Стадии жизненного цикла: "личинки" — в расплоде яйца, личинки; "куколки" — в расплоде яйца, личинки, куколки; "1 неделя", "2 неделя" — сроки после выхода рабочих.

Fig. 1. Occurence of pursuing of the cofoundresses in the *Polistes* colonies at the different stages of life cycle. Notes. Figures above the bars denote the number of pleometrotic colonies.

агонистические взаимодействия — падение с гнезда дерущихся самок (до 24 в час). Длительность процесса проникновения чужой самки зависит от степени различий в состоянии репродуктивной и гормональной систем самок (Röseler, 1991). Обычно чужие самки *P. dominulus* внедрялись в семью на стадиях "личинки старшего возраста" и "куколки". У *P. nimpha* вторжение чужой самки отмечено лишь 1 раз.

В целом, в 1993—1994 гг. развитие взаимоотношений в природных семьях было сходно в динамике с таковым в семьях, которые содержались в лаборатории. После периода стабильных отношений наблюдали возобновление яйцекладки у подчиненных особей и возникновение жестких агрессивных конфликтов. В ряде семей наблюдались затяжные преследования яйцекладущих сооснователъниц до полного их изгнания из семьи. На рисунке 1 показана динамика появления в поведенческом репертуаре доминантной самки элементов настойчивого преследования, захватывания мандибулами крыльев, конца брюшка сооснователъницы, попыток ужаления. Наивысшего предела в семьях *P. nimpha* агрессия достигала к выходу рабочих. После их появления в течение одной, крайне редко, двух недель подчиненные основательницы из семей изгонялись. У *P. dominulus* в ряде семей такая агрессивность по отношению к сооснователъницам проявлялась на более поздних сроках после выхода рабочих. Мертвых самок с поврежденным или оторванным крылом мы находили рядом с гнездом. В ряде семей *P. dominulus* сооснователъницы доживали до конца цикла и откладывали яйца, но в гораздо меньшем количестве, чем доминантная самка. Обычно, они откладывали яйца рано утром, когда доминантная особь была малоактивна. Нередко в 4—6 ч утра (середина и конец июля) яйца откладывали все 4 сооснователъницы в семье № 14, 2 из 3 в семье № 21.

Обсуждение

Осы-полисты, населяющие Херсонскую обл., весной основывают семьи как поодиночке, так и группой самок. Склонность к групповому гнездованию варьирует в разные годы и зависит от численности перезимовавших самок, однако в укрытиях самки *P. dominulus* чаще гнездятся совместно, чем на растениях (Russina, Nitochko, 1997). Групповые объединения у *P. nimpha* в укрытиях встречаются в 3—4 раза реже, чем у *P. dominulus*, и в 2—3 раза реже отмечаются семьи, состоящие из более чем 2 основательниц (Гречка, Русина, 1993). Процессы вторжения чужих самок в семью обычны на стадии "куколки" у *P. dominulus* (в этом периоде происходит разрушение гнезд хищниками), но крайне редки у *P. nimpha*. Самки-основательницы последнего вида при разрушении первичного сота предпочитают повторно отстраивать гнездо.

Структура взаимоотношений между самками в исследуемых плеометротичных семьях 2 видов характеризуется асимметричными агонистическими связями и ранжированием особей в зависимости от их индивидуальных особенностей (Russina et al., 1993). В поведенческом репертуаре обоих видов при агонистическом взаимодействии наблюдаются сходные позы и блоки локомоций. Полученные данные о структуре и динамике взаимоотношений в плеометричных семьях позволяют сделать предположения о механизмах поддержания таких связей. Прежде всего, иерархия доминирования поддерживается за счет активного агрессивного поведения высокоранговых особей и реакций субординации, свойственной подчиненным самкам, однако избегание доминантной особи выражено в меньшей степени у *P. nimpha*. Интенсивность агрессивных отношений в семье связана со степенью репродуктивной дифференциации. Между тем, репродуктивное разделение труда, характер агрессивных отношений в семье оказывается непостоянным и неустойчивым. Высокая степень агрессивности доминантных

особей, которая усиливается к выходу рабочих, стимулируется проявлениями яйцекладки у подчиненных особей зрительными и обонятельными раздражителями. Сходные черты поэтому прослеживаются у 2 видов и в динамике агрессивных отношений во времени, несмотря на варьирование в разных семьях степени выраженности агрессивных контактов. В целом, у *P. nimpha* сильнее выражена неустойчивость репродуктивного разделения труда. Подчиненные самки этого вида быстрее возобновляют яйцекладку в присутствии доминантной особи и потому изгоняются. Они не доживают до периода, когда в сезоне откладываются яйца полового поколения, в отличие от самок *P. dominulus*. Можно предположить, что социальная система более стабильна у *P. dominulus*, чем у *P. nimpha*, в связи с более сильным и более длительным по времени эффектом подавления репродуктивной активности у соосновательниц и с большей выраженностью поз избегания доминантной самки. Поведенческое подавление репродуктивной потенции оказывается малоэффективным и для части самок-соосновательниц *P. dominulus* при увеличении размеров сота и появлении пустых ячей после выхода рабочих. Однако количество откладываемых яиц подчиненными самками после выхода рабочих невелико по сравнению с яйцекладкой α-самки. Тем не менее, сооснователъницы этого вида могут участвовать в репродукции полового поколения, в отличие от сооснователъниц у *P. nimpha*. Часть семей *P. dominulus* оказываются полигинными после выхода рабочих, и адаптации к совместному обитанию на гнезде, следовательно, выражены в большей степени. Для этого вида при поселении в укрытии основание семей группой самок является условием формирования стабильных поселений (увеличение плодовитости α-особи, лучшая защита от захвата гнезда чужими самками, большая устойчивость к перезакладке гнезда после разрушения хищниками).

Анализ механизмов поддержания асимметричных связей способствует пониманию видовой специфики социальной организации. Асимметрия во взаимоотношениях самок *P. nimpha* поддерживается постоянным высоким уровнем агонистических контактов и наблюдается слабая выраженность поз отклонения от контактов. Таким образом, поведение самок *P. dominulus*, по-видимому, в большей степени связано с результатом предшествующих взаимодействий, и все это позволяет рассматривать *P. dominulus* как вид, для которого свойственна большая чувствительность к социальной стимуляции.

Агрессивные взаимодействия не вызывают значительных изменении в репродуктивной активности у подчиненных самок *P. nimpha*, по-видимому, в связи с большей устойчивостью особей вида к социальной стимуляции.

Формы социальных взаимодействий, их частота, а также восприимчивость к социальной стимуляции оказывают существенное влияние на формирование внутрипопуляционной социальной структуры (Попов, 1986). Изложенные данные, на наш взгляд, подтверждают гипотезу С. В. Попова о возможной дивергенции коммуникативных систем близкородственных видов в зависимости от 2 тенденций в развитии поведения — по пути чувствительности к стимуляции и устойчивости к ней. С этих позиций, как нам кажется, могут быть объяснены видовые различия полистов в таких важнейших особенностях образа жизни, как неодинаковая склонность к формированию семи социальных групп при сходных параметрах плотности, специфика и характер популяционных структур, территориальность и механизмы поддержания пространственной структуры.

Благодарности

Автор выражает огромную благодарность профессору Питеру-Франку Резелеру (Вюрцбург, Германия) за дружескую поддержку при проведении исследования. Искреннюю признательность выражаю моим друзьям — М. и Я. Ятчук — жителям пос. Виноградное, Голопристанского р-на, Херсонской обл. за гостеприимство и помощь.

Дьюсбери Д. Поведение животных. — М. : Мир, 1981. — 480 с.
Гольцман М. Е. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники. — ВИНИТИ, 1983 а. — Т. 12. — С. 71–150.
Гольцман М. Е. Принцип стимуляции «подобного подобным» и его роль в регуляции поведения // Поведение животных в сообществе. — М. : Наука, 1983 б. — С. 61–64.
Гречка Е. О., Русина Л. Ю. Сравнительное изучение экологии и поведения ос-полистов в Херсонской области // Материалы коллоквиумов сек. общественных насекомых ВЭО. 1 Коллоквиум. — Ленинград, 1990. — С. 63–68.
Гречка Е. О., Русина Л. Ю. О способах закладки гнезд у ос-полистов // Материалы коллоквиумов сек. общественных насекомых. — Петербург, 1993. — С. 151–156.
Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. — М. : Наука, 1978. — 306 с.
Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. — М. : Наука, 1983. — 424 с.
Попов С. В. Социальное взаимодействие и социальная структура, возможные связи характеристик поведения и популяционных структур // Методы исследования в экологии и этологии. — Пущино : НЦБИ, 1986. — С. 121–140.
Deleurance E. P. Contribution a l'etude biologique des *Polistes* (Hymenopteres, Vespides). II. Le cycle evolutif du couvain // Insectes Soc. — 1955. — **2**. — P. 285–302.
Gervet J. Le comportment d'oophagie differentielle chez Polistes gallicus L. (Hymenoptera, Vespidae). // Insectes Soc. — 1964. — **11**. — P. 343–382.
Hughes C. R., J. E. Strassmann. Foundress mortality after worker emergence in social wasps (Polistes) // Ethology. — 1988. — **79**. — P. 265–280.
Pardi L. Dominance order in Polistes wasps // Physiol. Zool. — 1948. — **21**. — P. 1–13.
Reeve H. K. Polistes The Social Biology of Wasps /Ed. Ross K. G., Mattews R. W. // Ithaka : Cornell Univ. Press, 1991. — P. 99–148.
Röseler P.-F. Endocrinne basis of dominance and reproduction in polistine paper wasps /Ed. Hölldobler B., Lindauer M. // Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology — Sinauer, Sunderland, MA, 1985. — P. 259–272.
Röseler P.-F. Reproductive competition during colony establishment /Ed. Ross K. G., Mattews R. W. The Social Biology of Wasps. // Ithaka : Cornell Univ. Press, 1991. — P. 309–355.
Röseler P.-F., I. Roseler, A. Strambi. The activity of corpora allata in dominant and subordinated females of the wasp *Polistes gallicus* // Insectes Soc. — 1980. — **27**. — P. 97–107.
Röseler P.-F., I. Ruseler, A. Strambi. Role of ovaries and ecdysteroids in dominance hierarchy establishment among foundresses of the primitively wasps, *Polistes gallicus* // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1985. — **18**. — P. 9–13.
Röseler P.-F., I. Ruseler, A. Strambi. Studies of the dominance hierarchy in the paper wasps, *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) // Monit. Zool. Ital. (N. S.) — 1986. — **20**. — P. 283–290.
West-Eberhard M. J. Dominance relations in Polistes canadensis L. A tropical social wasp // Monitore Zool. Ital. (N. S.). — 1986. — **20**. — P. 263–281.
Russina L. Yu., Vishnyakova O. A. and Laricheva E. N. Egg-laying and aggressive behaviour in three species of Polistes // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. — С.-Петербург, 1993. — С. 103–109.
Russina L., Nitochko M. Plasticity of some characteristics in *Polistes dominulus* // Kurzpublikationen 16. Soziale Insekten IUSSI (Deutschsprachige Sektion) Tagung. — Graz (Austria). — 1997. — P. 79.
Strassmann J. E. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among Polistes annularis foundresses // Florida Entomol. — 1981. — **64**. — P. 74–88.
Turillazzi S., Pardi L. Body size and hierarchy in polygynic nests of Polistes gallicus (L.) (Hymenoptera, Vespidae) // Monit. Zool. Ital. (N. S.). — 1977. — **11**. — P. 101–112.